

На правах рукописи

КРОПАЧЕВА  
Юлия Эвальдовна

РАЗМЕРЫ И ФОРМА МОЛЯРОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*MICROTUS  
OECONOMUS PALLAS*, 1778) В ПРОЦЕССЕ РОСТА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

03.02.04 – зоология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург–2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

**Научный руководитель** доктор биологических наук, профессор,  
член–корреспондент РАН  
**Смирнов Николай Георгиевич**

**Официальные оппоненты:** **Оленев Григорий Валентинович**, доктор  
биологических наук, и.о. зав. лаб.  
популяционной экологии, Федеральное  
государственное бюджетное учреждение науки  
Институт экологии растений и животных УрО  
РАН  
**Абрамсон Наталья Иосифовна**, кандидат  
биологических наук, с.н.с., зав. лаб.  
молекулярной систематики, Федеральное  
государственное бюджетное учреждение науки  
Зоологический институт РАН

**Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Институт проблем эволюции  
и экологии РАН им. А.Н. Северцова.

Защита состоится «17» декабря 2013 г. в 15.00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260–82–56, E–mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «5» ноября 2013 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность исследования**

Форма первых нижних (m1) и третьих верхних моляров (M3) полевок в неонтологии широко используется при решении вопросов морфологии, систематики и экологии. Форма изолированных моляров в палеонтологических работах является основным объектом при исследовании эволюционных, биостратиграфических и палеоэкологических проблем. В большинстве этих исследований изменения гипселодонтных моляров в онтогенезе и в процессе функционирования не учитывается.

Размеры изолированных моляров в палеозоологических работах служат материалом для реконструкции размеров тела. Однако реконструировать размеры тела по размерам зубов можно только с учетом степени и характера их связи. Такие взаимосвязи исследованы недостаточно. Заполнению этого пробела в определенной степени посвящена наша работа.

**Цель работы** – изучить изменения формы и размеров первого нижнего коренного зуба полевки–экономки, происходящие в процессе роста и функционирования; показать связь размеров m1 с размерами черепа и тела.

### **Задачи:**

1. Изучить закономерности роста m1 и тела у животных из лабораторной колонии. Установить степень и характер связи размеров тела и моляра в процессе роста.

2. Разработать методические приемы определения относительного возраста полевок–экономок по степени сформированности краниальных структур.

3. Охарактеризовать связь размеров моляров, черепа и тела у полевок на примерах животных из нескольких природных локалитетов.

4. Изучить морфологические преобразования, происходящие в процессе роста моляров по совокупности признаков m1 с помощью анализа возрастных серий прижизненных отпечатков жевательной поверхности m1 животных из лабораторной колонии.

5. Описать морфологические преобразования m1 в процессе их функционирования.

**Научная новизна.** Впервые описаны направление и характер изменений формы жевательной поверхности первого нижнего моляра полевки–экономки в пост–ювенильном онтогенезе. Установлено, что форма и размер жевательной поверхности  $m1$  может изменяться не только в процессе роста, но и функционирования, в частности в результате появления фасеток боковых стираний и за счет варьирования угла стачивания жевательной поверхности. Впервые для экономки установлена скорость роста резцов и коренных зубов с помощью тетрациклиновой метки. Разработан оригинальный методический прием определения относительного возраста полевки–экономки по степени сформированности краниальных структур.

**Теоретическое и практическое значение.** Данные о связи размеров тела и  $m1$  будут применены при палеонтологических реконструкциях размеров тела полевок. Сведения об онтогенетических изменениях формы  $m1$  будут использованы при усовершенствовании и уточнении морфотипического подхода в изучении изменчивости моляров.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Форма первого нижнего коренного зуба меняется в процессе роста в постювенильном онтогенезе. Эмалевый выступ на буккальной стороне непарной петли и глубина пятого внутреннего входящего угла зуба увеличивается, тогда как буккальный выходящий дополнительный угол исчезает.
2. Форма первого нижнего моляра полевки–экономки может измеряться в процессе функционирования за счет появления или исчезновения фасеток боковых стираний моляров и варьирования угла стачивания, что необходимо учитывать при изучении морфотипической изменчивости зубов полевок.
3. Продолжительность роста тела полевки–экономки меньше продолжительности роста зуба, а удельная скорость прироста тела больше скорости прироста зуба. Индекс длины моляра у полевки–экономки снижается с возрастом, что в наибольшей степени проявляется у быстро и долгорастущих и практически не проявляется у медленно и недолгорастущих животных. Эти особенности связи размеров зуба и тела важно учитывать при

палеорекострукциях размеров полевок на основе изучения изолированных моляров.

**Степень достоверности и апробация результатов.** В работе сочетались экспериментальные методы и анализ собранного в природе материала по современным и ископаемым полевок–экономкам. Совокупный объем исследованных черепов более тысячи экз. Количество полученных прижизненных отпечатков жевательной поверхности  $m1$  – более двух тысяч. Результаты работы были представлены на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (2009–2013гг.). Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы. Улан–Удэ, 2010. 12 th. Rodens et Spatium: International conference on rodent biology. Zonguldak, 2010. Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск, 2012. Динамика современных экосистем в голоцене. Казань, 2013. Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН 13–4–НП–666, НШ–5325.2012.4, РФФИ 11–04–00426.

**Декларация личного участия автора.** Автор основал и поддерживал колонию лабораторных полевок–экономок. Ежемесячное снятие отпечатков жевательной поверхности, промеров тела и обработка данных так же осуществлялась автором. Участие в совместных публикациях оценивается от 80 до 15 %.

**Публикации.** Количество научных публикаций по теме диссертации – 9, из них 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем работы.** Работа состоит из введения, семи глав, выводов и списка литературы, включающего 162 источника, в том числе 68 на иностранных языках. Работа изложена на 142 страницах, содержит 14 таблиц и 62 рисунка.

**Благодарности.** Автор искренне благодарит своего научного руководителя Н.Г. Смирнова за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах работы. Так же автор признателен А.К. Агаджаняну, А.В. Бородину, А.Г.Васильеву, И.А. Василевой, Е.Л. Воробейчику, В.В. Гасилину, И.Б. Головачеву, Е.Б. Григоркиной, Н.Г. Ерохину, С.В. Зыкову, Е.П. Изварину, В.А. Костенко, И.А. Кузнецовой, Е.А. Кузьминой, И.А. Кшнясеву, А.М. Марвину, Е.А. Марковой, М.В. Модорову, Г.В. Оленеву, П.В. Рудоискателю, О.А. Пястоловой, Н.О. Садыковой, В.И. Стариченко, М.П. Тиунову, А.И. Улитко, М.И. Чепракову.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

В главе обобщены литературные сведения о структуре вида, ареале, биологии и экологии полевки–экономки (Агаджанян, 2009; Абрамсон и др., 2008; Громов, Ербаева, 1995; Громов, Поляков, 1977; Ивантер, 2008; Костенко, 1989, 2000; Огнев, 1950; Пястолова, 1967, 1971; Рековец, 1978; Шварц, 1963; Abramson, Tikhonova, 2005; Brunhoff at all, 2003; Galbreath, Cook, 2004).

Описано строение моляров и материалы по изменчивости их формы и размеров (Агаджанян, 2009; Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Васильева, Васильев, 1977; Малеева, 1976; Огнев, 1950; Пантелеев и др., 1990, Поздняков, 2005; 1990; Рековец, 1978; Тесаков, 2004; Фадеева, Смирнов, 2008; Nadachovski, 1982; Rörig, Börner, 1905; Voyta et al., 2013 и др.).

Обращено внимание на то, что (в тех случаях когда это специально изучалось) у одних видов полевок с гипселодонтными зубами отмечены направленные изменения рисунка жевательной поверхности в онтогенезе (Коурова, 1986; Чепраков, 2010) а у других нет (Ontogenetic variation..., 2013).

### Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

#### 2.1 Материал

Использовались черепа полевок из природных локалитетов, хранящиеся в музее ИЭРиЖ УрО РАН и любезно предоставленные коллегами, а так же животные из собственной лабораторной колонии. Исследование ростовых процессов тела и  $m1$  и морфологических изменений рисунка жевательной поверхности  $m1$  в онтогенезе проведено на животных из лабораторной колонии (более ста особей). Методические приемы определения онтогенетических классов разрабатывались по коллекции черепов с Полярного (132 экз.), Среднего (47 экз.) и Южного Урала (53 экз.). Исследование связи размеров моляров с размерами черепа и тела у полевок–экономок из природных популяций проведено на коллекциях черепов с Ямала (111экз.), Полярного (154экз.), Среднего (111экз.) и Южного (109 экз.). Просмотрено более пятисот зубов

современных и ископаемых полевок–экономок из разных участков ареала на наличие фасеток боковых стираний.

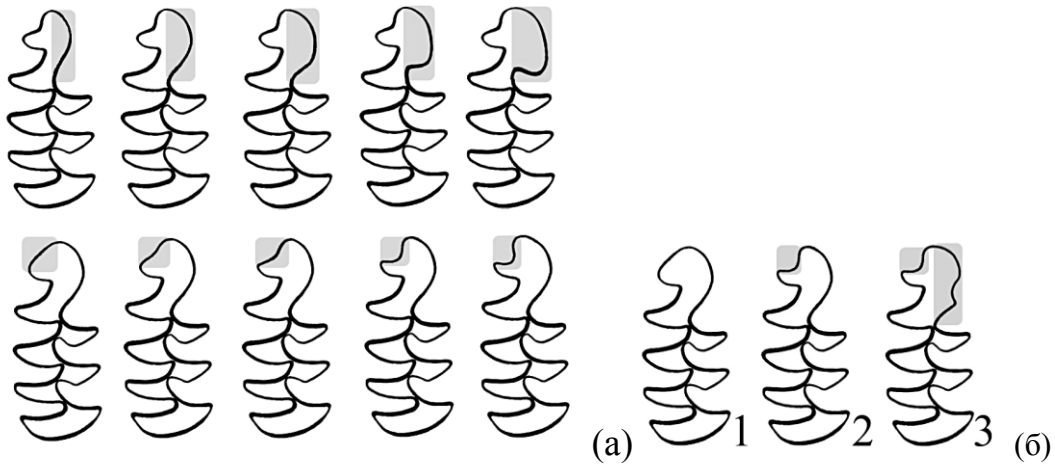
## 2.2 Методы получения данных

*Рост коронки m1 в длину* оценивался по прижизненным отпечаткам жевательной поверхности m1 (Оленев, 1980; Кропачева и др., 2012) (n=35, количество измерений 377). *Рост тела* изучался по ежемесячным измерениям длины тела (n=35, количество измерений 377). Измерения проводились с одного до двенадцати месяцев.

*Рост коронки зуба в высоту* оценивался путем введения тетрациклиновой метки (Клевезаль, 1988).

*Выделение онтогенетических классов* проводились на модельной выборке (с Полярного Урала) на основании визуальной оценки зрелости 18 краниальных структур. Остальные выборки использовали в качестве контрольных для оценки универсальности выделенных возрастных классов. Степень сформированности структуры оценивались в баллах от 1 до 6.

*Форма жевательной поверхности m1* изучалась по последовательным прижизненным отпечаткам моляров животных из лабораторной колонии (n=61, количество измерений более 800). Количественный анализ формы жевательной поверхности проведен по степени выраженности элементов строения передней непарной петли (ПНП) в баллах от одного до пяти: на лингвальной стороне оценивалась степень развития пятого внутреннего входящего угла (LRA5) (ван дер Мейлен, 1973), на буккальной стороне – степень выраженности эмалевого выступа, соответствующего четвертому буккальному выходящему углу (BSA4) (рис.1а). Качественный анализ проведен с помощью оценки ранга сложности морфотипа от одного до трех по наличию (+) или отсутствию (–) пятого лингвального входящего угла (LRA5) и четвертого буккального входящего угла (BRA4): 1 – LRA5–, BRA4–, 2 – LRA5+, BRA4–, 3 – LRA5+, BRA4+ (рис.1б).



*а*–количественный анализ; *б*– качественный анализ

Рисунок 1 – Способы оценки рисунка жевательной поверхности *m1*

### 2.3 Методы оценки и анализа данных

Оценка параметров роста тела и *m1* проводился при помощи построения индивидуальных логистических кривых (рис. 2) по формуле (1)

$$y = \frac{a_1 - a_0}{1 + \exp(-bx)} + a_0, \quad (1)$$

где  $y$  – длина,  $x$ –возраст,  $a_1$ –длина в период прекращения роста,  $a_0$ – длина в один месяц,  $r$ ,  $b$  –коэффициенты. На основе коэффициентов уравнений рассчитаны точки перегиба кривых ( $X_B$ ) по формуле (2)

$$X_B = \frac{-r + \ln(-\sqrt{3})}{b}, \quad (2)$$

которые можно интерпретировать как точки начала замедления роста, ограничивающие период интенсивного роста: (Воробейчик, 1994; Зайцев, 1984; Carmon, 1965).

Анализировались *продолжительность периода интенсивного роста*, определяемая как количество месяцев до точки начала замедления роста, и *удельная скорость прироста* в этот период, определяемая как отношение прироста за период интенсивного роста (в процентах) к продолжительности этого периода (в месяцах).



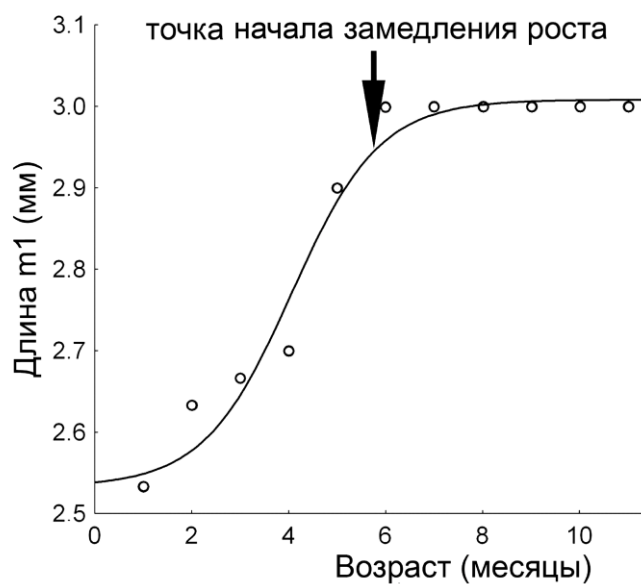


Рисунок 2 – Пример индивидуальной кривой роста  $m1$

*Аллометрический анализ.* Вычислены индивидуальные показатели аллометрии по уравнению (3)

$$y = ax^b, \quad (3)$$

где  $y$  – длина зуба,  $x$  – длина тела,  $a$  – коэффициент,  $b$  – степенной показатель уравнения (Мина, Клевезаль, 1976, Ищенко, 1967; Шмидт–Ниельсен, 1987).

*Онтогенетический анализ соотношений длин тела и зуба* проведен с помощью индекса длины зуба (Егоров, 1983; Терентьев, 1936; Шварц, 1968, 1969).

Статистическая обработка данных производилась в программе Statistica 6.0. Сравнения удельной скорости и продолжительности роста тела и моляра проведены с помощью критерия Манна–Уитни. При разработке методического приема определения относительного возраста для выявления сходно варьирующих признаков зрелости черепа полевки-экономки и выяснения связи между ними был применен факторный анализ по методу главных компонент. Для оценки вклада возраста в изменчивость размеров и формы  $m1$  использовался однофакторный дисперсионный анализ. При сравнении природных выборок использовался двухфакторный дисперсионный анализ с фиксированными факторами – возраст и выборка (Ким и др., 1989; StatSoft, Inc. 2001).

### Глава 3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВОЗРАСТА ПОЛЕВОК– ЭКОНОМОК

Методические приемы определения относительного возраста полевки–экономки разработаны на основе методик Башениной (1953) и Лавровой и др. (1960) по определению относительного возраста обыкновенной полевки. Выделено шесть онтогенетических групп по степени сформированности восемнадцати краниальных структур. Показано, что методический прием применим вне зависимости от географической привязки изучаемых локалитетов (Кропачева и др., 2013). Оценено соответствие относительного и абсолютного возраста у животных лабораторной колонии.

### Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА m1 И ТЕЛА У ЖИВОТНЫХ ЛАБОРАТОРНОЙ КОЛОНИИ

Для полевки–экономки конкретизирована известная у млекопитающих закономерность уменьшения относительных размеров черепа и его структур при увеличении длины тела с возрастом, для чего отслежены онтогенетические преобразований у животных лабораторной колонии.

#### **4.1 Характеристики роста тела и жевательной поверхности m1**

Анализ уравнений кривых роста ( $n=35$ ) показывает, что период интенсивного роста зуба больше, чем тела в среднем на два месяца ( $U=229$ ,  $p<0.05$ ). Удельная скорость прироста (%прироста в месяц) тела в период интенсивного роста больше, чем зуба в среднем на 5% ( $U=48$ ,  $p<0.05$ ).

Коэффициент корреляции между удельными скоростями прироста тела и моляра ( $r_s=0.38$ ,  $p<0.05$ ) и процентами их прироста ( $r_s=0.54$ ,  $p<0.05$ ) статистически достоверен, а связи между длительностью периодов интенсивного роста тела и моляра не обнаружено.

Выделено четыре типа роста тела по соотношению удельной скорости прироста и продолжительности периода интенсивного роста (рис. 3).

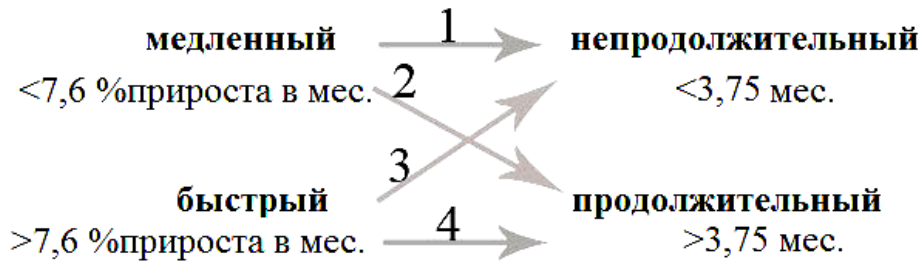


Рисунок 3 – типы роста тела по соотношению удельной скорости прироста и продолжительности интенсивного периода роста

Для зуба удается выделить только продолжительный медленный и непродолжительный быстрый типы роста.

Различия в процентах прироста у животных с разными типами роста тела проиллюстрировано на рисунке 4. Полевки с разными типами роста отличаются средними размерами тела ( $F=43.3$ ,  $p<0.001$ ). Увеличение длины тела в этих группах идет по-разному ( $F=49.3$ ,  $p<0.001$ ). Полевки с медленным и непродолжительным ростом прекратили рост в три месяца и остались мелкими. Животные с прочими типами роста достигли одинаковых размеров к семимесячному возрасту, но по разным траекториям.

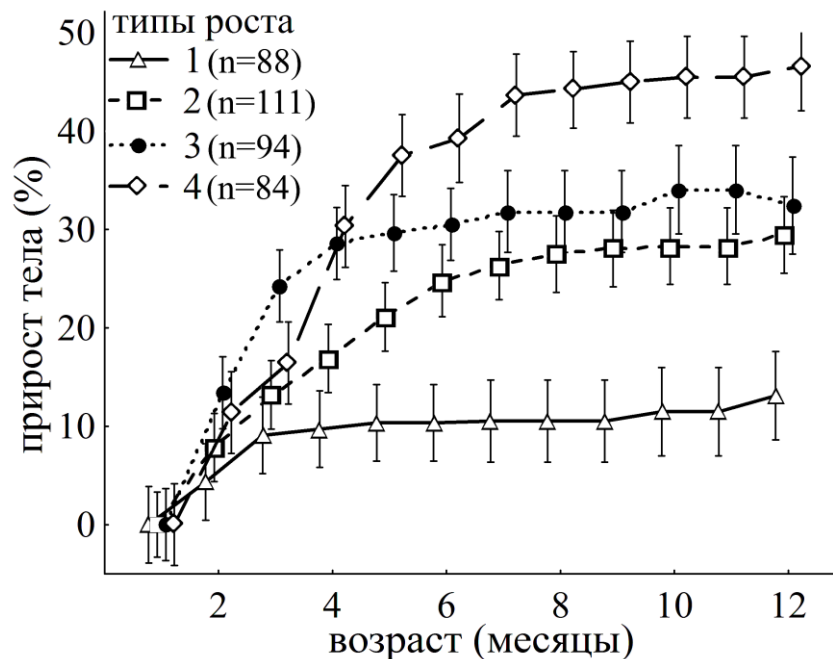


Рисунок 4 – Средние значения процента прироста тела в течение двенадцати месяцев у животных с разными типами роста

#### 4.2 Соотношения длин зуба и тела в онтогенезе

У животных с разными типами роста тела индексы длины моляра различаются. При относительном сходстве параметров роста зуба, различия индексов в основном определяются параметрами роста тела (рис. 5).

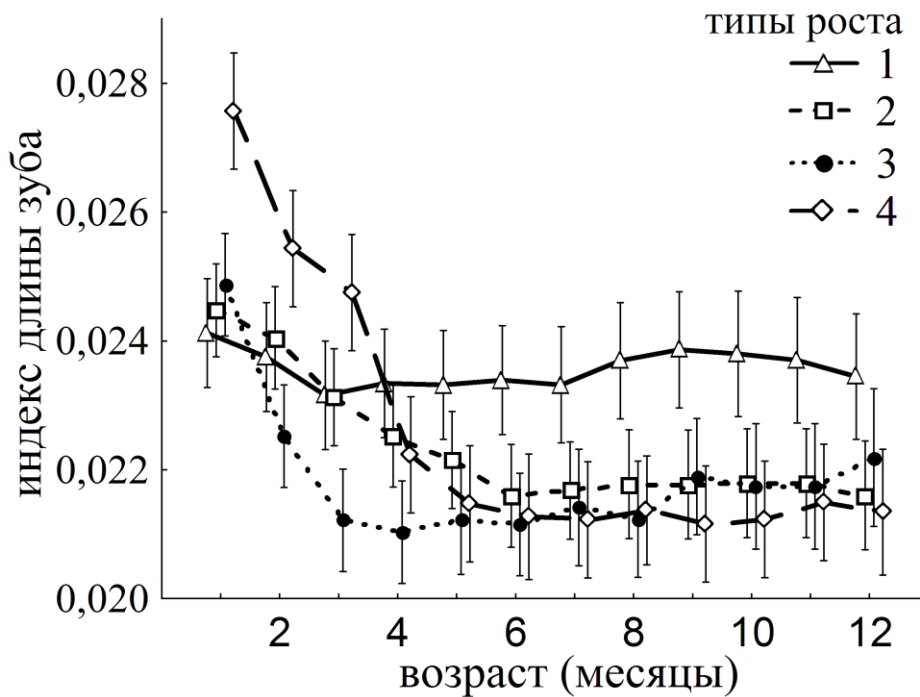


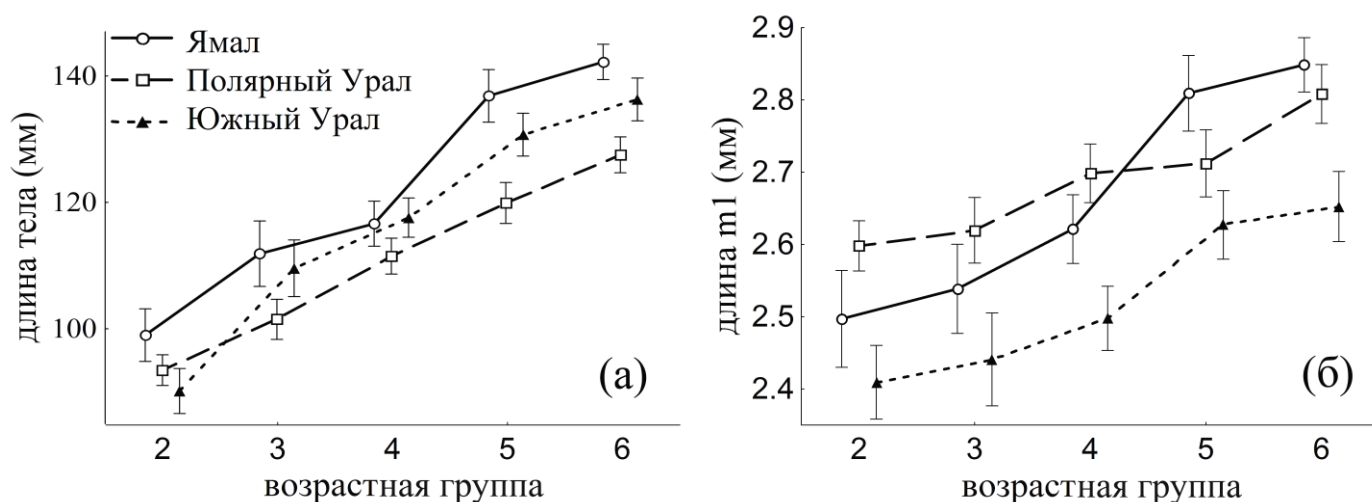
Рисунок 5 – Средние значения индекса длины зуба в течение двенадцати месяцев у животных с разными типами роста

У полевок в возрасте от одного до трех месяцев наибольшие относительные размеры моляров у наблюдаются животных с быстрым и продолжительным ростом, у животных старше четырех месяцев наиболее крупными относительным размерами моляров обладали полевки с медленным и непродолжительным ростом. Медленно и недолго растущие полевки среди животных с другими типами роста отличаются наибольшим показателем аллометрии (в среднем 0.98), наименьшим коэффициентом корреляции между длинами моляра и тела ( $R=0.37$ ,  $p<0.05$ ) и наибольшими значениями индекса длины моляра (у полевок старше четырех месяцев).

## Глава 5. СВЯЗЬ РАЗМЕРОВ МОЛЯРОВ, ЧЕРЕПА И ТЕЛА У ПОЛЕВОК–ЭКОНОМОК ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Изучены размеры тела, черепа, нижнего зубного ряда и первого нижнего моляра у животных из мест обитания с существенно различными условиями для роста и развития – с Ямала, Полярного, Среднего и Южного Урала.

Рядом авторов (Огнев, 1950; Шварц, 1963; Пястолова, 1971) показано, что северные экономки обладают самыми крупными размерами. Среди изученных нами выборок наибольшей длиной тела во всех возрастных классах обладали животные с Ямала. Однако животные из другой северной выборки (с Полярного Урала) в «старших» возрастных группах были мельче, чем животные из всех рассмотренных выборок и только в «младших» возрастных группах были немного крупнее, чем животные со Среднего и Южного Урала (рис. 6а). Другие закономерности демонстрируют размеры черепа и моляра. По длине черепа животные с Полярного Урала во всех возрастных группах не отличались от полевок с Ямала и были крупнее среднеуральских и южноуральских экономок. По длине моляра полевки с Полярного Урала превосходили не только южноуральских и среднеуральских, но в «младших» возрастных группах даже полевок с Ямала. И только в «старших» возрастных группах у полевок с Ямала были более крупные моляры, т.е. полярноуральские полевики обладали самыми высокими индексами длины моляра (рис. 6б).



а – длина тела, б – длина моляра

Рисунок 6 – Средние значения размерных характеристик в возрастных группах полевок с Ямала, Полярного и Южного Урала

Показатели аллометрии  $b$  у полевок с Ямала ( $b=0.32$ ), Полярного ( $b=0.22$ ), Среднего ( $b=0.29$ ) и Южного Урала ( $b=0.22$ ) близки, что свидетельствует о том, что скорость роста зуба по отношению к росту тела у них сходна.

### **Возможность оценки размеров тела полевки–экономки по изолированным молярам**

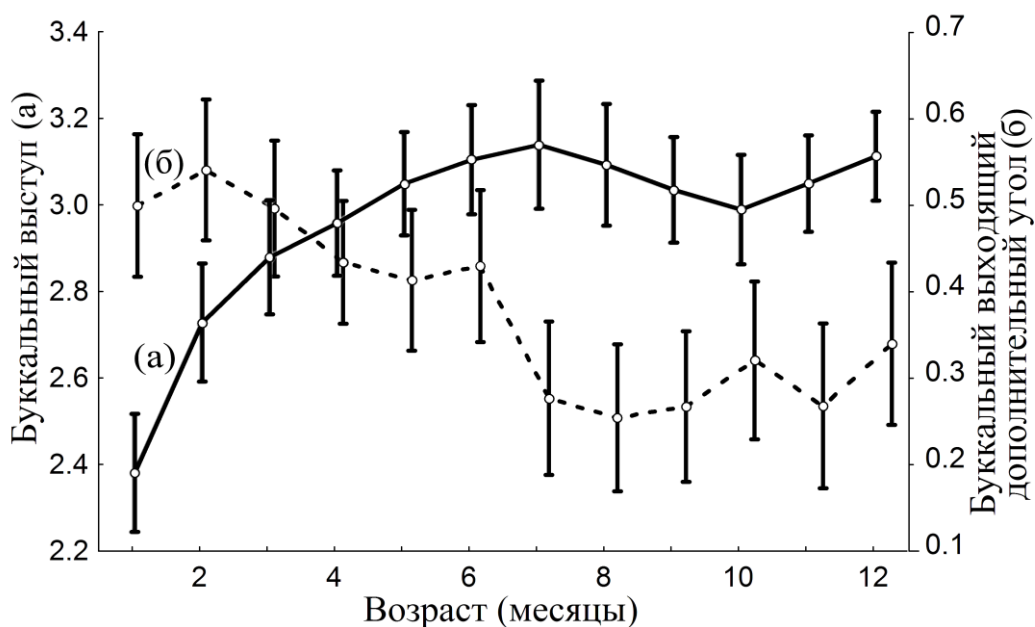
Констатация факта о положительной связи размеров тела и моляра не дает основания проводить индивидуальную количественную оценку размеров тела по размерам  $m1$ . Такая задача возникает при работе с палеонтологическим материалом, когда изолированные зубы зачастую служат единственным источником информации о размерах полевок. Иллюстрацией могут служить расчеты по совокупной выборке из четырех природных локалитетов (Ямал, Полярный, Средний и Южный Урал) и лабораторной колонии ( $n=537$ ). В однородных по размеру моляра группах разброс значений длин тела достигал 60мм, а коэффициент корреляции Пирсона между длиной моляра и тела составил 0.58 ( $p<0.05$ ). В разных географических локалитетах он варьировал от 0.55 до 0.82 ( $p<0.05$ ).

Наши данные позволяют оценить направление смещения оценок под воздействием двух факторов – индивидуального возраста и типа роста животного. Поскольку длина моляра относительно длины тела с возрастом уменьшается, обилие молодых животных в выборке приводит к завышению оценки размеров тела и наоборот. К такому же смещению оценки длины тела при реконструкции приводит использование зубов животных с медленным и непродолжительным типом роста, которые имеют более крупные относительные размеры моляров. Животные с Полярного Урала, отличались от животных из других природных локалитетов мелкими размерами тела, сочетающимися с крупными размерами моляров, хотя они не относятся к категории медленно и недолго растущих животных.

## Глава 6. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ В ПРОЦЕССЕ РОСТА m1

Исследование изменений формы жевательной поверхности m1 в онтогенезе некорнезубых полевок невозможно без оценки скорости роста моляров в высоту. С помощью прижизненного введения тетрациклиновой метки нами показано, что полное обновление моляра происходит в среднем за 2 месяца, а резца – за месяц. Полученные значения сопоставимы с литературными (Голенищев, Кенигсвальд, 1978; Зубцова, 1983; Клевезаль, 1981).

Изучение серий прижизненных отпечатков жевательной поверхности моляров позволило выявить закономерные статистически значимые изменения формы ПНП m1. Эмалевый выступ на буккальной стороне ПНП с возрастом увеличивается ( $F=17.53$ ,  $p<0.001$ ), менее выражено углубление пятого внутреннего входящего угла ( $F=1.95$ ,  $p<0.05$ ). Ранг сложности морфотипа снижается в основном за счет исчезновения буккального выходящего дополнительного угла ( $F=15.6$ ,  $p<0.001$ ) (Рис. 7).

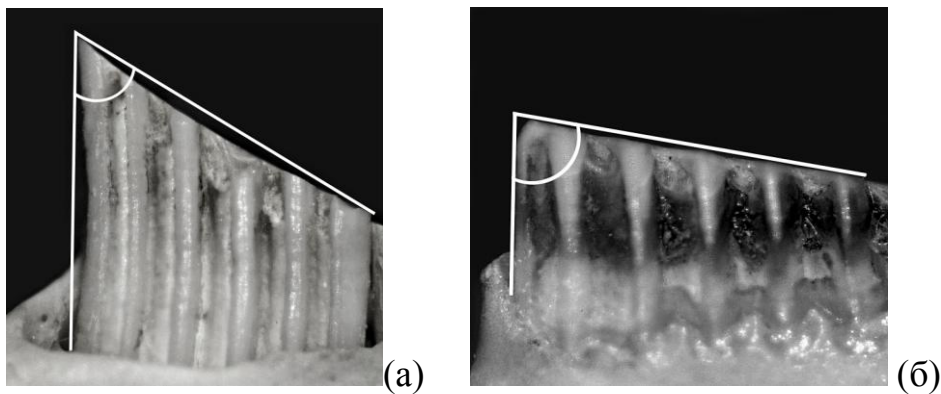


*а – балльные оценки выраженности буккального эмалевого выступа; б – наличие буккального выходящего дополнительного угла*

*Рисунок 7 – Возрастная динамика характеристик строения ПНП*

## Глава 7. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ В ПРОЦЕССЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ m1

Часть изменений размеров и формы жевательной поверхности могут быть вызваны изменением угла ее стачивания по отношению к передней стенке зуба. У полевок–экономок угол стачивания жевательной поверхности варьирует от 57 до 88° (рис. 8). По значению угла стачивания показаны статистически значимые различия между выборками с Ямала, Полярного, Среднего и Южного Урала ( $F=14.5$ ,  $p<0.001$ ). Наименьшие значения угла (самая скошенная жевательная поверхность) зафиксированы в выборке со Среднего Урала, максимальные – в выборке Ямала. Различия углов стачивания у современных и ископаемых лесных полевок ранее описаны А.В. Бородиным (1990).



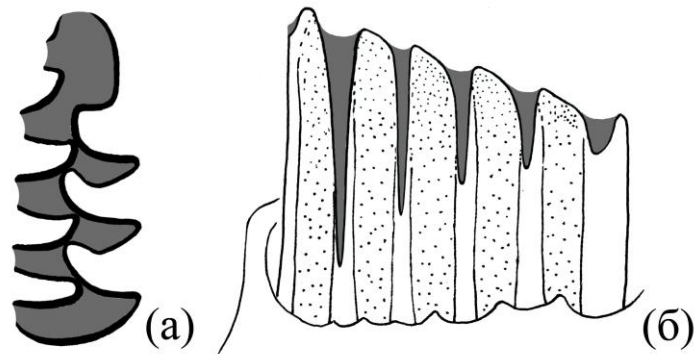
*а – максимальный; б – минимальный угол стачивания*

*Рисунок 8 – Диапазон вариаций угла стачивания жевательной поверхности m1*

Зафиксированы случаи, когда причиной изменения конфигурации жевательной поверхности зубов послужило появления фасеток боковых стираний с внутренней стороны выступающих треугольников и передней поверхности нижних моляров на обеих челюстях. Образования фасеток уменьшает выраженность пятого внутреннего входящего угла (за счет стачивания пятого выходящего внутреннего угла – LSA5) вплоть до его исчезновения на верхней части моляра и приводит к укорачиванию жевательной поверхности (рис. 9). Фасетки могут быть выражены в разной



степени. Чем больше их проявление, тем значительно меняется форма и размер жевательной поверхности.



*а – вид моляра сверху, б – вид сбоку*

*Рисунок 9 – Первый нижний моляр полевки–экономки с хорошо выраженными фасетками боковых стираний*

На основании анализа прижизненных отпечатков установлено, что фасетки могут как возникать, так и исчезать на разных этапах жизни животного. Результаты предварительного эксперимента свидетельствуют, что фасетки боковых стираний появляются при переходе на недостаточно жесткий корм, когда стирание зуба не компенсирует его рост. Вероятно, фасетки возникают в процессе жевания при соприкосновении боковых частей верхних и нижних зубов. При возвращении в рацион жестких кормов скорость стирания зуба возрастает до «нормы», в результате чего причина образования фасеток устраняется.

Фасетки боковых стираний были обнаружены более чем у половины животных из лабораторной колонии, у полевок из современных природных выборок с Полярного Урала (у 43% особей), с Чукотки (у 19% особей), с Ямала (у 10% особей), у полевок из голоценовых отложений грота Филин (Средний Урал) и в позднеплейстоценовых сборах пещеры Сыртинская (Южное Зауралье). Есть выборки, в которых это явление не зафиксировано.

Изменение угла наклона жевательной поверхности и появление фасеток боковых стираний можно рассматривать как пример мезостачивания, известного у других зеленоядных форм, например, копытных (Meulen, 1973), а для животных с гипселодонтными зубами отмечается впервые.

## ВЫВОДЫ

1. Путем ежемесячного снятия прижизненных отпечатков у животных лабораторной колонии в течение года были установлены закономерные изменения формы жевательной поверхности в пост-ювенильном онтогенезе. Эмалевый выступ на буккальной стороне непарной петли и глубина пятого внутреннего входящего угла зуба увеличивается, тогда как буккальный выходящий дополнительный угол исчезает.

2. Показано, что изменения размеров и формы моляров могут происходить в процессе функционирования. Часть изменений связана с появлением и исчезновением фасеток боковых стираний, а часть обусловлена варьированием угла стачивания жевательной поверхности по отношению к передней стенке зуба.

3. Методом введения прижизненной тетрациклиновой метки показано, что полное обновление  $m1$  происходит в среднем за два месяца, а резца – за месяц.

4. Построение кривых роста с помощью методов нелинейной регрессии позволило оценить размер тела и зуба как результат роста с определенной скоростью и продолжительностью. Показано, что продолжительность роста тела меньше продолжительности роста зуба в среднем на 2 месяца. Удельная скорость прироста тела больше скорости прироста зуба в среднем на 5%.

5. По соотношению скорости и продолжительности роста тела выделено четыре типа роста, представители которых различались средними размерами тела и индексами длины моляров.

6. Для полевки–экономки конкретизирована известная у млекопитающих закономерность уменьшения относительных размеров черепа и его структур при увеличении длины тела с возрастом. Эту закономерность вместе с особенностями характеристик роста необходимо учитывать при палеорекострукциях размеров тела по размерам изолированных моляров.

7. По степени сформированности восемнадцати краниальных структур выделено шесть онтогенетических групп. Показано, что эти группы могут быть использованы для оценки относительного возраста животных вне зависимости от территориальной приуроченности выборок.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

**Статьи из перечня ВАК:**

1. Кропачева Ю.Э. Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевки–экономки / Ю.Э. Кропачева, Н.Г. Смирнов, Е.А. Маркова // Доклады академии наук. – 2012. – Т. 446, № 2. – С. 234–237.

2. Ontogenetic variation in occlusal shape of evergrowing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* (*Arvicolinae*, Rodentia) / Е.А. Markova, N.G. Smirnov, T.P. Kourova, Y.E. Kropacheva // Mammalian Biology. – 2013. – Vol. 78. – P. 251–257.

**Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:**

3. Кропачева Ю.Э. Возрастная составляющая в морфотипической изменчивости моляров полевки–экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) на Приполярном Урале / Ю.Э. Кропачева // Экология: от южных гор до северных морей: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2010. – С. 88–91.

4. Kropacheva J. Morphotypical features of the molars in *Microtus oeconomus* Pall. in various age classes of natural populations / J. Kropacheva // 12 th. Rodens et Spatium: Intern. conf. on rodent biology. – Zonguldak, 2010. – P. 27.

5. Кропачева Ю.Э. Морфотипическое разнообразие моляров некорнезубых полевок в разных возрастных классах природных популяций на примере полевки–экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) / Ю.Э. Кропачева // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: материалы Всерос. конф. молодых ученых. – Улан–Удэ, 2010. – С.38–41.

6. Кропачева Ю.Э. Онтогенетические изменения размеров и формы жевательной поверхности моляров полевки–экономки *Microtus oeconomus* Pall. (*Arvicolinae*, Rodentia) / Ю.Э. Кропачева // Экология: сквозь время и расстояние: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2011. – С. 104–107.

7. Кропачева Ю.Э. Оценка скорости роста зубов полевки–экономки (*Arvicolinae*, Rodentia) / Ю.Э. Кропачева // Экология: традиции и инновации: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2012. – С. 66–69.

8. Кропачева Ю.Э. Изучение формы и размеров m1 полевок–экономок по прижизненным отпечаткам / Ю.Э. Кропачева, Н.Г. Смирнов, Е.А. Маркова // Актуальные проблемы современной териологии: материалы Всерос. науч. конф. – Новосибирск, 2012. – С.59.

9. Смирнов Н.Г. К Проблеме реконструкции размеров млекопитающих по костным остаткам / Н.Г. Смирнов, Ю.Э. Кропачева // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Третьей Всерос. науч. конф. – Казань, 2013 – С. 319–321.